

西双版纳热带雨林干季林冠雾露水资源效应研究

刘文杰 张克映 张光明 李红梅 段文平

(中国科学院西双版纳热带植物园热带雨林生态站, 云南省勐腊县勐仑 666303)

摘 要:测定西双版纳热带雨林林冠干季对雾露水的截留量及林冠层雾露形成的小气候特征, 结果表明, 雾露首先形成于最上层林冠层, 林下雾是由上层雾加浓下沉而来。雾露的形成不仅凝结了水汽进入森林, 同时也对森林起到了一定的保温作用。夜间, 各林冠层截留的雾露水总量可达 1.36mm, 其中最上层林冠截留 0.97mm (吸附水 0.45mm, 流落水 0.22mm), 中间层林冠截留 0.40mm (吸附水 0.29mm, 流落水 0.11mm), 下层林冠截留 0.28mm, (吸附水 0.23mm, 流落水 0.06mm)。林冠截留雾露水量的多少与最上层林冠处的风速、降温强度呈正相关关系。

关 键 词:热带雨林; 林冠截留; 雾露水; 西双版纳

中图分类号: S715.2(74) **文献标识码:** A **文章编号:** 1007-7588(2001)02-0075-06

CANOPY INTERCEPTIVE EFFECT OF DEW AND FOG RESOURCES FROM DRY SEASON TROPICAL RAINFOREST IN XISHUANGBANA

LIU Wen-jie ZHANG Ke-ying ZHANG Guang-ming LI Hong-mei DUAN Wen-ping

(Xishuangbana Tropical Botanical Garden, CAS, Menglun 666303, China)

Abstract: Dew and fog precipitation (horizontal precipitation) resources of canopy interception and the microclimatic characteristics of dew and fog formation were measured in dry season in Xishuangbana tropical rain forest through measuring air temperature, air humidity, wind speed, gross radiation, net radiation, reflective radiation, leaf temperature and soil heat flux. Results indicated that at night dew and fog occur first at the top canopy layer, then thick fog penetrated into understory. The formation of dew and fog not only condenses water vapour into the forest but also partly reduces the drop density of the temperature in the forest. At night the total horizontal precipitation of all canopy interception is 1.36mm, and its allocation in different layers is: sub-layer I, 0.97mm (adsorption 0.45mm and dripping 0.22mm); sub-layer II, 0.40mm (adsorption 0.29mm and dripping 0.211mm); and sub-layer III, 0.28mm (adsorption 0.23mm and dripping 0.06mm). The quantity of horizontal precipitation of canopy interception appears positive correlation with the wind speed and drop intensity of temperature on top canopy layer. The results presented suggested that fog and dew, as a meteorological factor, plays an important role in hydrology of the forest. These results also demonstrate the importance of understanding the impacts of climate factors, and have important implication for ecologists and hydrologists interested in fog-inundated ecosystems and the plants which inhabit them.

Key words: Tropical rainforest; Canopy interception; Dew and fog precipitation; Xishuangbana

在世界一些多雾的地区, 当可记录的降水量成为植被生存的限制因子时, 植被却能正常生长, 其中雾露水(水平降水, “Horizontal” precipitation) 扮演着极其重要的角色, 尤其是在弥补干季雨水不足方面具有重要的生态学意义^[1~5]。Kerfoot^[6]和 Grubb^[7]认为, 雾露水是决定一些热带地区森林类型的非常重要的环境因子。

雾露水作为热带森林生态系统的额外水分输入, 其生态效应是多方面的(如: 对森林生态系统水分、养分循环、环境因子调节等的影响)^[8~13]。而林冠层作为森林与大气作用的强烈活动层, 则对雾露的形成及雾露水的截留起着决

收稿日期: 1999-12-07; 修回日期: 2000-04-04

基金项目: 云南省应用基础研究基金(98C029Q)资助项目。

作者简介: 刘文杰(1969~), 男, 河南人, 助理研究员, 主要从事热带森林生态、系统森林气象、水文方面的研究工作。

本研究得到马友鑫研究员、张一平研究员的指导, 曹敏研究员、刘玉洪高工、唐建维副研究员给予了很大帮助, 谨此一并致谢。

定性的作用。其中,林冠高度和结构、叶面积及形状、叶的表面特征及叶的空间分布等是影响林冠截留雾露水的主要因素^[1]。

有关林冠截留雾露水的研究,多是将雾水及露水视为一体,或是不加说明的视为雾水。这是因为露水与辐射雾总是相伴而生,在空气水分达到饱和之前,林冠叶表通过长波辐射其温度已降到露点温度并有露水形成,随后空气湿度达到饱和形成雾^[1,14]。雾滴随风被林冠截留并流落地表,其量是可观的(尽管空旷地雨量计无降水记录)。大量研究表明^[15~25],林冠截留到的雾露水可占森林水量年总输入的 2.4%~86%。这种量的极大差别,一是因为观测地点的气候状况及植被类型不同所致,但更重要的是观测方法的差异。迄止目前,仍没有一种普遍接受、通用的收集雾露水方法^[6,21]。较为有效的收集方法是 Grunow^[23]首先使用的,Jaime^[21]改进其方法。本研究即采用此方法,并针对西双版纳热带雨林多层林冠结构,自上层林冠至地表分 3 层进行雾露水的观测研究,以揭示林冠截留雾露水量的时空变化、截留机制。为深入研究热带雨林生态系统水分、养分循环等规律提供参考。

1 样地自然环境及群落特征

观测样地设在中国生态系统研究网络西双版纳热带雨林定位观测样地内(21°56'N,101°15'E),海拔 750m,属北热带西南季风气候,1a 中有干季(雾凉季 11 月~2 月和干热季 3 月~4 月)和雨季(5 月~10 月)之分^[26]。年均气温 21.7℃,相对湿度 86%,年降雨量 1500mm~1600mm,其中雨季占 83%~87%,干季占 13%~17%。同时,本区是有名的静风(年均风速 0.5m/s)多雾区,无论山间或盆地,辐射雾都频繁出现,年雾日数 170d 左右,最多年份达 240d,主要出现在干季(占 80%以上)。尤其是热带雨林覆盖区,除雨天外,几乎天天有浓雾重露出现^[14]。

群落上层优势种为番龙眼、千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*),中层主要树种有云南玉蕊、大叶白颜树(*Gironiera subaequalis*)等,下层主要树种有细罗伞等。群落结构特征详见文献^[24]。

2 研究方法

采用小气候梯度观测法,将 MAOS-1 全自动小气候观测系统(包括 4 层温度、湿度、风速;1 层土壤热通量、辐射各分量、管状辐射表;长春气象仪器研究所生产)及 12 套 TR-71 型自记温度计(日本 TAND 株式会社生产)安装在热带雨林定位样地梯度观测铁塔上(塔高 72m)。针对热带雨林 3 个乔木冠层 I、II、III(简称冠层 I、冠层 II、冠层 III,高分别约 33m、20m、5m),在冠层 I 以上 0.5m 布设一层温、湿、风传感器及辐射传感器(总辐射、反射辐射、净辐射),在冠层 II、冠层 III 以上 0.5m 及铁塔顶部各布设一层温、湿、风传感器,12 套温度计自林下地表至林冠以上按 3m 间距布设,距地表 2m 布设一支管状总辐射表。观测频度每小时一次。同时,用 COMPAC3 型红外辐射温度计(日本 Minolta 株式会社生产)人工观测最上层林冠叶表面温度,每小时一次,每次测定 20 张叶片读数取平均值。

在各林冠层分别安装 4 个雾露水收集筒于铁塔相应高度处(与各林冠层等高),用于收集和求取由各林冠层截获的平均雾露水量。雾露收集筒采用 Jaime 等^[21]的设计方法自行制作,即用长 26.5cm、宽 8.0cm 的塑料薄板(板上 40 个网眼/cm²)制作成两端开口的圆筒(筒底面积 55cm²),架置于相应高度处(其中林下收集筒上端 10cm 处用塑料薄板阻挡上部林冠流落水),其下端用口径 10cm 的漏斗承接,安置同一林冠层的雾露收集筒收集的雾露水用塑料管导入同一容器,用电子天平每小时测定一次。同时,在各林冠层分别架置 1 个雾露收集筒作为对照,用电子天平每小时测定一次其吸附的雾露水量。

为了与空旷地比较,在距热带雨林样地 5km 的气象观测场矮草地上(草高 15cm),距地面 10cm 安置 5 个雾露收集筒,其中 1 个测定吸附水,4 个测定流落水,测定方法与上相同。以上项目观测选择在 1999 年干热季 3 月 8 日~10 日,均为晴朗少云天气。

雾露收集筒收集和吸附的雾露水换算为相应林冠层截留的雾露水量(流落水和吸附水)方法:因为雾露收集筒的侧面积为 212cm²(相当于等面积的叶面)、底面积为 55cm²(相当于等面积的地面),各林冠层及地表矮草叶面积指数根据各层的叶单位重量面积(SLA)^[28]及各层叶生物量^[29]计算得出,故由各林冠层流落或吸附的雾露水量(Q)为:Q = 由收集筒流落或吸附的雾露水量 × 林冠叶面积指数 / (收集筒侧面积 / 收集筒底面积)。

3 结果

3.1 林冠层雾露形成的小气候特征

由于最高林冠层为森林与大气作用的强烈活动层,昼间可阻截 50%以上的太阳辐射,夜间又发射长波有效辐射,因而林冠层温度变化十分剧烈。由图 1 可看出,昼间林冠层 I 为一明显热源,冠层最高气温可较林下近地表层高出 6℃~7℃,林下为逆温分布;夜间凌晨后,林冠层 I 为一明显冷源,其最低温度可较林下地表层低 20℃~3℃,林下为

绝热温度分布。夜间的这种温度分布形式极有利于雾露首先在林冠层 I 处生成,因为当林下温度较高时,林冠层 I 的温度已降到露点温度并形成雾露。由图 2 可看出,18 点后(太阳落山),冠层 I 的叶表温已明显低于气温,此后叶温与气温同步下降。22 点时,叶表面形成少量露滴(因为叶表层高温低温),此时冠层空气水汽压及相对湿度也略有下降(图 3)。随着叶表温及气温的进一步降低,到凌晨 3 点时,气温及叶温均已降到或低于露点温度(15°C),此时叶表面凝结了较多的露滴,且冠层处已有明显的雾形成。此后雾露不断加浓加重,而且随着叶表凝结露滴放热及雾层对林冠层长波有效辐射的削弱(图 4)(夜间长波有效辐射等于净辐射),叶表温已略高于气温,二者有回升,随后又缓慢下降,但此后叶表温一直高于气温。同时也可看出,叶温在 3 点时达到最低,气温在 7 点时达到最低,且叶表最低温低于空气最低温 0.5°C 。由图 3 可看出,当空气相对湿度接近于饱和,饱和差趋于 0 时,由于雾的形成,水汽压不断下降,到 8 点时,水汽压降到最低(下降约 1 百帕),日出后,随着雾的消散,相对湿度急剧下降,水汽压及饱和差明显升高。

图 4 表明,进入夜间后,土壤热通量负值不断增大(发射长波有效辐射加热地表层空气),到凌晨 3 点雾形成后,由于受到雾层对长波有效辐射的削弱,土壤热通量负值急剧减小,此后缓慢变小。冠层 I 处的净辐射在进入夜间后,其负值也是不断增大,随着冠层热量的不断散失,0 点后其值变小,到 3 点雾形成后,受雾影响其值急剧减小,此后变缓。这说明,雾露的形成不仅凝结了水汽进入森林,同时对林冠及林下也起到了一定的保温作用。

对林下冠层 II、冠层 III 来说,由于其温度较冠层 I 处高(图 1),当冠层 I 处雾露形成时,林下却无雾露形成(下层林冠露水形成时间较冠层 I 晚 3h~4h),只是随着雾的变浓、下沉才弥漫到林下。

3.2 林冠层对雾露水的截留

当雾形成后,雾滴随风吹落到林冠叶表时,即被叶片吸附并流落。如图 5 所示,冠层 I 处收集筒的雾露水吸附量及流落量明显多于冠层 II、冠层 III,只是在日出后冠层 I 处收集筒的雾露水吸附量因受太阳照射而进行物理蒸发,其量才低于下层林冠。同样道理,日出后冠层 II 处的吸附水也低于冠层 III 处的吸附

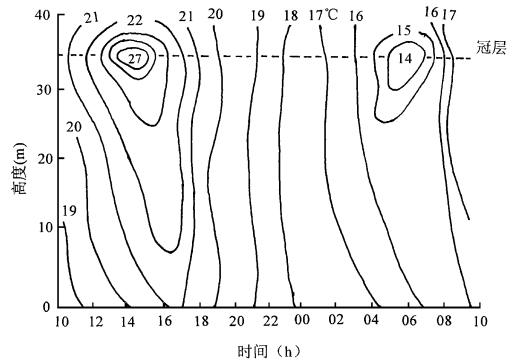


图 1 热带雨林林内空气温度垂直分布日变化

Fig. 1 Diurnal Change of air temperature in tropical rainforest shown as isopleths on height and time coordinates in dry-hot season

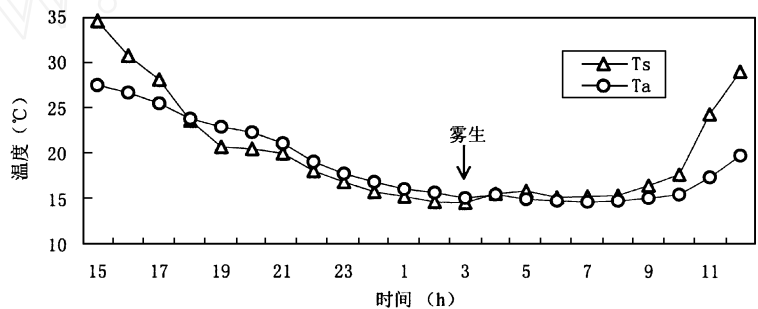
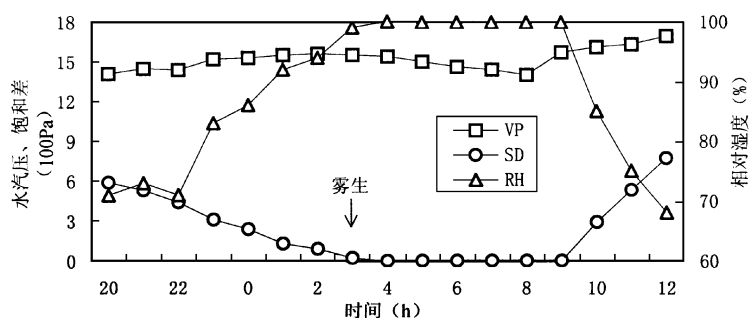


图 2 林冠层 I0.5m 处气温 (Ta) 及叶表温 (Ts) 变化特征(干热季 3 月)

Fig. 2 Variation of air temperature (Ta) and leaf surface temperature (Ts) at 0.5m above the canopy I



VP:水汽压 Vapour pressure; SD:饱和差 Saturation deficit;
RH:相对湿度 relative humidity

图 3 林冠层 I0.5m 处空气湿度变化特征(干热季 3 月)

Fig. 3 Variation of air humidity at 0.5m above the canopy I

水。图 5 表明,冠层 I 处收集筒在 23 点时已有明显的露吸附水,而冠层 II、冠层 III 在凌晨 1 点时才有露吸附水。凌晨 3 点雾形成后,各林冠层处收集筒的吸附水均明显增多,其中以冠层 I 的量最多。这是因为雾露首先形成于冠层 I,且此处的风速较大(表 1),较大风速携带大量雾滴被收集筒吸附。6 点风速最大时,吸附水也最多。同时也可看出,冠层 I 处在 4 点有雾露流落水出现,而冠层 II、冠层 III 分别在 5 点及 6 点才出现。同样,6 点风速最大时,由各冠层收集筒流落的雾露水也最多。随后,由于空气中雾滴不断被林冠截留而减少,由各林冠层收集筒流落的雾露水明显减少。

表 1 群落各林冠层 0.5m 风速比较(干热季 3 月)

Table 1 Comparison of wind speed at 0.5m above different canopy in the community in dry-hot season (m/s)									
时间	01	02	03	04	05	06	07	08	09
冠层 I	0.0	0.0	0.0	0.1	0.5	0.6	0.6	0.4	0.6
冠层 II	0.0	0.0	0.0	0.1	0.3	0.4	0.3	0.2	0.3
冠层 III	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2

凝结了水分进入森林,同时也对森林起到了一定的保温作用。

夜间,群落各林冠层截留的雾露水总量可达 1.36 (吸附水 0.97mm,流落水 0.39mm),其中最上层林冠截留最多(0.67mm),最下层林冠截留最少(0.28mm)。林冠截留雾露水的多少与风速、降温强度呈正相关关系。

4 讨论

干季热带雨林冠几乎每日早晨均被雾所笼罩,林下则是水滴不断,如按每夜 0.39mm 的水平降水进入地表(吸附水进行物理蒸发,故不计入)计算,则整个干季地表可额外得到雾露降水 71.0mm,占干季降雨总量的 31%,且这种降水的有效性远高于一般降水(如:前者无地表径流

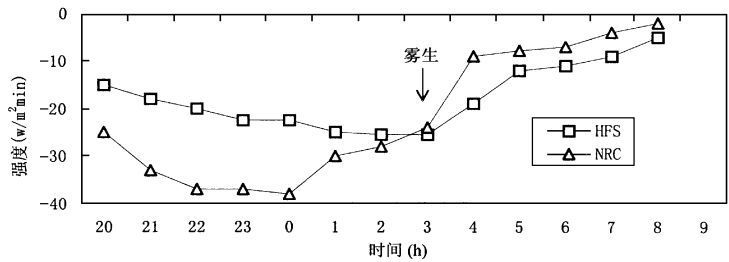


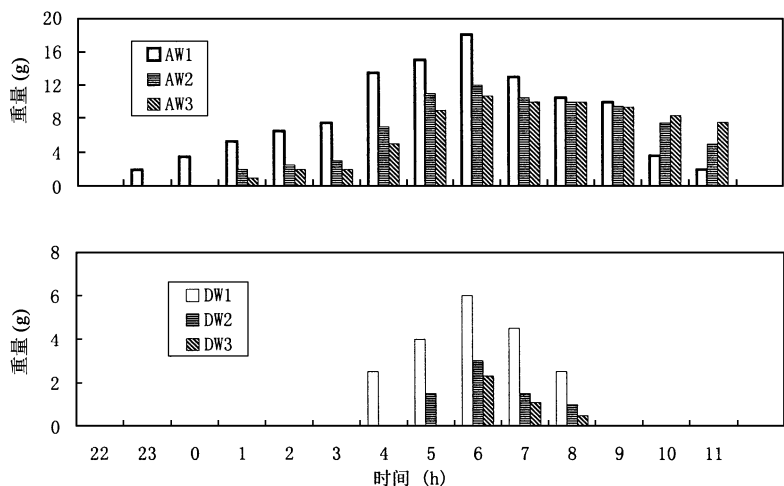
图 4 夜间土壤热通量(HFS)及林冠层 0.5m 处净辐射(NRC)变化特征(干热季 3 月)

Fig. 4 Variation of heat flux in soil (HFS) and net radiation at 0.5m above canopy (NRC) during the night in dry-hot season

将各林冠层处收集筒截留的雾露水(吸附水和流落水)换算为相应林冠层的截留水后(图 6),可看出,以冠层 I 的截留量最多,其吸附水及流落水分别为 0.45mm、0.22mm;冠层 II 的截留量最少(0.23mm、0.06mm)。而空旷矮草层吸附水(0.15mm)虽低于各林冠层,但其流落水(0.14mm)却高于冠层 II、冠层 III。这是因为空旷矮草层叶面积较小,较小叶面积吸附较少水分^[1];而其流落水较多的原因则是因为空旷地最低气温较低(比冠层 I 处低 0.4 °C)、风速较大(6 点时风速为 1.1m/s)。

3.3 小结

群落最上林冠层既是雾露形成的决定层,也是雾露的首先形成层,林下雾是由上层雾下沉而来的。雾露的形成不仅



AW:吸附水 Adsorption water; DW: 流落水 Dripping water; Number 1, 2 and 3: representative canopies I, II and III respectively

图 5 群落各林冠层处收集筒截留雾水量的变化特征(干热季 3 月)

Fig. 5 Variation of dew and fog water of interception from the catcher in different canopies in dry-hot season

形成)。

采用孔塑料薄板收集筒代替林冠层进行截留雾露水实验,其截留量无疑与实际林冠层的截留量有出入(观测发现:当日出后,收集筒无流落水时,林冠层仍有少量水滴流落),但这种方法仍不失为一种研究林冠截留雾露水的有效途径。

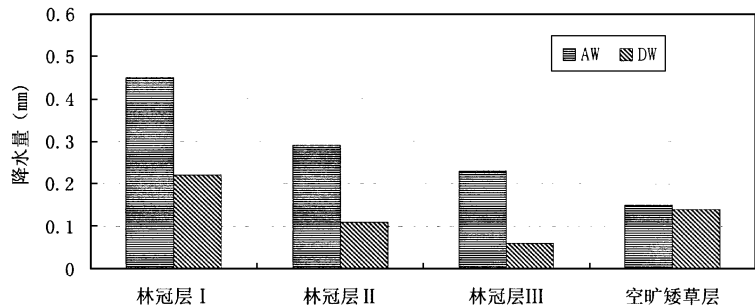
Dawson^[30]采用稳定性同位素技术对加利福尼亚红松林吸收雾露水状况进行测定,区别开了植物从雾露水、雨水和土壤水中获取的水分量。他发现在干燥的夏季,上层优势种 19 % 的水分来自雾露水,下层植物则达 66 % ,

而这些雾露水占全年降雨量的 13 %~45 %。Jaime^[21]的研究表明,巴拿马山地雨林每年从雾露水中获取的水分占年降水量的 31.5 % ,最高可达 60.6 % ,且森林获取的雾露水量在林缘最多及随海拔的升高而增多。对多雾地区的所有植物生长来说,雾露水明显起着至关重要的作用,尤其是在干燥的季节和年份。

对西双版纳地区而言,占半年之久的干季(11月~4月)其降水量仅为全年的 13 %~17 % ,且多为雷阵雨,尤其是干热季 3月~4月几乎无雨,而此时又是年内最为干热的时候,但热带植物在本区却能繁茂生长,其中雾露水必然扮演着重要角色。在干季每日早晨,热带雨林林下植物及表层土壤均被由上层林冠截获并滴落的雾露水所浸湿,而这些水分也正是植物白天蒸发蒸腾供水的部分来源。因此,深入研究雾露水在热带森林生态系统中的作用有一定的现实和理论意义。

参考文献 (References) :

- [1] William R. Sources of Water. In: T. T. Kozlowski. Water Deficits and plant growth [M]. New York:Academic Press, 1984. 1~20.
- [2] Schimper A. F. W. Pflanzen-geographie auf. Physiologissche Grundlage [R], Jena. 1898.
- [3] Lane-Poole C. E. The Forest Resources of the Territories of Papua and New Guinea[R]. Parliamentary Paper of the Commonwealth of Australia, Canberra. 1925.
- [4] Brass L. J. The 1938~1939 Expedition to the Snow mountains, Netherlands New Guinea[J]. Journal of the Arnold Arboretum 1941, 22:271~295, 297~342.
- [5] Brass L. J. Results of the Archbold Expedition[J]. No. 86. Summary of the Sixth Archbold Expedition to the New Guinea(1959). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1964, 127:145~215.
- [6] Kerfoot O. The Distribution and Ecology of *Juniperus Procera* Endl. in East Central Africa, and it Relationship to the Genus *Widdringtonia* Endl[J]. Kirkia, Salisbury, 1964, (4): 75~86.
- [7] Grubb P. J., Whitmore T. C. A Comparison of Montane and Lowland Rainforest in Ecuador. The Climate and Its Effect on the Distribution and Physiognomy of the Forest[J]. Journal of Ecology, 1966, 54:303~333.
- [8] Bruijnzeel L. A. Hydrology of Moist Tropical Forests and Effects of Conversion: A State of Knowledge Review[M]. IHP-UNESCO. Humid Programme, Paris, France. 1990.
- [9] Bruijnzeel L. A. & J. Proctor. Hydrology and Biogeochemistry of Tropical Montane Cloud Forest: What Do We Really Know? [R] 25~46. In: L. S. Hamilton, J. D. Juvik, and F. N. Scatena. Tropical Montane Cloud Forests. Proceedings of an International Symposium, East-west Center, Honolulu, Hawaii, USA. 1995.
- [10] Unsworth M. H. & A. Crossley. Capture of Winddriven Cloud by Vegetation[R]. 125~127. In: P. J. Coughtrey, M. H. Martin, M. H. Unsworth, Pollutant Transport and Fate in Ecosystems. Blackwell, Oxford, U K. 1987.
- [11] Asbury C. E., W. H. McDowell, R. Trinidad-Pizarro, S. Berrios. Solute Deposition From Cloud Water to the Canopy of a Puerto Rican Montane Forest[J]. Atmospheric Environment, 1994, 28:1 773~1 780.



AW:吸附水 Adsorption water; DW:流落水 Dripping water

图 6 夜间林冠与空旷地表截留雾露水比较(干热季 3 月)

Fig. 6 Comparison of dew and fog water of interception from canopies in the forest and grass in the open space of dry-hot season

- [12] Ishibashi M. , I. Terashima. Effects of Continuous Leaf Wetness on Photosynthesis: Adverse Aspects of Rainfall [J]. *Plant Cell and Environment* ,1995 ,18 :431~438.
- [13] Monteith J.L. , M. H. Unsworth. *Principles of Environmental Physics* [M]. Second Edition, Edward Arnold, London, U.K. 1990.
- [14] 刘文杰,李红梅. 西双版纳地区露水资源分析[J]. *自然资源学报*,1998,13(1):40~45. LIU Wenjie, LI Hong-mei. Analysis of Dew Resources in Xishuangbana Area [J]. *Journal of Natural Resources* , 1998 , 13(1) :40~45.
- [15] Stone E. C. Dew as an Ecological Factor. I. A. Review of the literature [J]. *Ecology* , 1957 ,38 :407~413.
- [16] Vogelmann H. W. Precipitation from Fog Moisture in the Green Mountains of Vermont [J]. *Ecology* , 1968 , 49 :1205~1207.
- [17] Vogelmann H. W. Fog Precipitation in the Cloud Forest of Eastern Mexico [J]. *Bioscience* , 1973 ,23 :96~100.
- [18] Oberlander G. T. Summer Fog Precipitation in San Francisco. Peninsula [J]. *Ecology* , 1956 ,37 :851.
- [19] Ekern P. C. Direct Interception of Cloud Water on Lanai Hale, Hawaii [J]. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 1964 ,28 :419~421.
- [20] Arvidsson I. Plants as Dew Collectors [R], In: *International Union of Geodesy and Geophysics* , 1958 , 2 :481~484.
- [21] Jaime Cavalier , et al. Fog Interception in Montane Forest Across the Central Cordillera of Panama [J]. *Journal of Tropical Ecology* , 1996 ,12 :357~369.
- [22] Phillips J. F. V. Rainfall Interception by Plants [J]. *Nature* , Lond. 1928 ,121 :354~355.
- [23] Grunow J. Fog precipitation [R]. *Sonderdruck aus Berichte des Deutschen Wetterdienstes in Der U. S. Zone* , Bad Kissingen , 1952. No. 42.
- [24] Grunow J. The Importance of Fog Precipitation and Its Determination [R]. Publication. U. G. G. I. Association International d'Hydrologie Scientifique , Rome No. 1955 ,36 :402~415.
- [25] Grunow J. Interception in a Spruce Stand on the Hohenpeissenberg and Methods of Measuring It [R]. *Forstwiss Cbl.* 1965 , 84 :212~229.
- [26] 张克映. 滇南气候特征及其形成因子的初步分析[J]. *气象学报*,1966,33(2):210~230. ZHANG Ke-ying. Preliminary Analysis of Climatic Characteristics and Their Formation Factors in Southern Yunnan [J]. *Acta Meteorological Sinica* , 1966 , 33(2) :210~230.
- [27] Cao M. , Zhang J. H. , et al. Tree Species Composition of a Seasonal Rain Forest in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Tropical Ecology* , 1996 , 37 :183~192.
- [28] 郑征,曹敏. 西双版纳热带季雨林 6 种树种幼树在林下的光合作用[J]. *植物生态学报*,1998,22(6):499~504. ZHENG Zheng, CAO Min. Under Canopy Photosynthesis of Six Species of Young Trees in Tropical Rainforest in Xishuangbanna [J]. *Acta Ecologica Sinica* , 1998 , 22(6) :499~504.
- [29] 冯志立,郑征,张建侯,等. 西双版纳热带湿润性季节雨林生物量及其分配规律研究[J]. *植物生态学报*,1998,22(6):481~488. FENG Zhi-li, ZHENG Zheng, ZHANG Jian-hou, et al. Studies on Biomass of Tropical Humid Seasonal Rainforest and Law of Its Allocation in Xishuangbanna [J]. *Acta Ecologica Sinica* , 1998 , 22(6) :481~488.
- [30] Dawson T. E. Fog in the California Redwood Forest: Ecosystem Inputs and Use by Plants [J]. *Oecologia* , 1998 ,117 :476~485.